

理学博士 牧野富太郎 創始 主幹 薬学博士 朝比奈泰彦

# 植 物 研 究 雜 誌

THE JOURNAL OF JAPANESE BOTANY

第 29 卷 第 3 號 (通卷 第 314 號) 昭和 29 年 3 月發行

Vol. 29 No. 3 March 1954

## 前 川 文 夫\*: 形質と荷い手に関する一考察\*\* (1)

Fumio MAEKAWA\*: Characters and their carriers in organism\*\* (1)

分類に當つて我々が対象とするのは生物其物全体であることはまず間違はないと思うし、また実際の分類の操作に當つて直接に対象とするのは全体の反映としての形質であることも大体自明の事である。処でその場合に、この形質が内部の微細構造の外的示現としてどういう風に形づくられているかという事については分類学の側には残念ながら殆んど考察がないように思う。そしてこの問題は、形質を少くとも解析する方法を見つけた遺伝学の側で検討され、考察が持たれ、そして次第にその考察が信条化していつたところの一つの成案に結末を見いだしているともてよいであらう。分類学が形質を最も端的に取扱う位置におりながら、たまたま形質というものが多くは保守的であつて研究者の意表に出ることが極めて稀である (人間の歴史的な時間のある断面でそうなのであつて、極めて永い地史的時間に於ては決してそうでない。それが進化という現象である) という生物における形質の特殊性に、結果として便乗することとなつて、その問題を殆んど過眼視していることは一つの欠陥と考える。そして著者はこれを少しでも是正する意図で、形質そのものについて考察をして來た。その一部は“分類学の基礎的問題”(1949)の中にも論及したが、ひきつづき行つていいる考察から得た形質の問題についての見方を述べてみたい。

**形質の根本性質** 幾つかの重点をあげると次の通りである。

1) 形質は生物に限られるものではなくて、物質其物に伴つているのであり、その意味で生物にも当然存在する。

2) 生物が生命を保つていいることは生物独自の現象としても、形質の存在様式の決定には直接関与しない。生命はたが形質の持続にのみ関与している。

3) 生物の形質も、また非生物の形質も全体を通じて大きな一つの体系の中における夫々の位置を占めるものであつて、新しい形質は地史的時間の産物として出現する。

\* 東京大学理学部植物学教室。Botanical Institute, Faculty of Science, University of Tokyo.

\*\* 文部省科学研究費交付金による総合研究 (植物組織の発生と分化) の一部である。

4) 生物の形質のあらわれには、環境が直接その時に応じて変異を加えることは当然考えられる。しかしそのあらわれの変異の背後には、変異に影響されない形質の姿がある。そしてこの姿が構造基盤と関連している。

5) 形質とそれを荷つている構造基盤とは相応じているが、その応じ方の根本の様式は一通りしかないと決めてかかることはできない。

6) 個々の構造基盤の各構造単位分子 (constitutional unit component) と全形質の中の個々の形質単位分子 (unit component of characters) とが 1 対 1 に相応じており、これを形質 (character) と荷い手 (carrier) という形でいえば、この場合には原則として一形質はその荷い手を持ち、それは他の荷い手から独立して存在しているもの、いわゆる粒子的存在であるが、こういう形質の存在様式はたしかにある。これを粒子的形質と名づける。

7) しかしそれでは説明できぬ様式もある。それは幾つかの形質が区別はできるが、そのお互が独立して夫々の荷い手を持つのではなくて、形質の全体が荷い手の全体と結びついている存在様式である。これを荷い手というのは誤解され易い。形質のお互いはいまとまりとなつて、構造単位分子の種類と数と相互の位置関係とが夫々の時間に関して現わす構造の多面的な現われである。いわば秩序 (orderedness) があらわす形質の発現様式である。これを秩序の形質と名づける。

8) 秩序の示す形質の様式には何段かの不連続的な段階がある。素粒子段階、原子段階、分子段階及びコロイド段階は主に非生物にみられる顕著な段階で、その間には著るしい形質の不連続がある。

9) 生物ではその形質は主にコロイド段階にはほぼ匹敵するところの細胞段階とその一つ上の多細胞段階とであつて、両者の間に著るしい不連続がある。この系列は非生物の形質の系列の一つの枝であつて、形質として受けとる場合に、この不連続は充分注意が必要である。

以上の諸点の中で (6) と (7) についてここに考察を述べ、分類学のみならず遺伝学・進化学・原形質学等との共通基盤について触れてみることにする。

**粒子的形質と秩序の形質** 形質を A, B, C とし、その荷い手を a, b, c..... とすれば  $a \rightarrow A, b \rightarrow B, c \rightarrow C$  という存在様式の外に、形質を M, N, O とし、荷い手を m, n, o, p とすれば  $m, n, o, p \rightarrow (M, N, O) \quad o, m, p, n \rightarrow (M', N', O')$  という存在様式がある。

A, B, C は粒子的形質であり、(M, N, O) は秩序の形質である。我々が分析しうる形質として、一つの生物が A, B, C, M, N, O を持つているとすると、A, B, C は分析し得ると同時に現実に分離し得る形質でもあつて、夫々 a, b, c の存在に直結している。もしも a を a' にかえれば A は A' として出現しうるものである。たまたま 2 個ある aa の内 1 個が a' に変つた場合には AA' として形質は外に現われる筈であり、

その際  $AA'$  がどんな結果を来たすかは多くはメンデル法則の優劣の示すところであるが、またマルバアサガオの花色の如く中間をとつて  $\frac{AA'}{2}$  ともなる。寧ろ物質としてはあとの方の出現様式の方が妥当で、 $A$  が  $A'$  を、或は  $A'$  が  $A$  を抑えるのはその極端型とさえ思われる。多くの生物が  $aa$  に対して外部的要因で惹起された  $aa'$  を、マスクして保つことは認められる処であり、これがいわゆる雑種の形であつてかかる雑種は異なる両親からつくられたとみるべきではなく、曾つてこの形で成立した様式を、一旦ふるいわけ、再び結びつけたものとして理解すべきである。又  $a'$  が  $a$  に較べて変化が著るしい時には、 $aa'$  相互及びそれらの他の構造基盤に対する不均衡が構造基盤全体に対する不安定を余儀なくさせ、結果において致死因子なる効果を生ずることは明らかである。 $a \rightarrow a'$  が起り且つ残存して  $a'$  が  $a/a'$  の組合せを作るに至ることは生物の変生である。これを進化ということもできるが、この種の進化は  $a$  なるものの構造範囲に制約を受けるから大きな進化は期待できない。 $b, c$  の両荷い手とその形質  $B, C$  も亦  $A$  と同様である。そしてその変生については  $a, b, c$  各々が独立に起りうることである。もちろん平行して起ることもあるがそれは単に同時であつたというだけのことである。

然るに  $M, N, O$  については全く異なるのである。 $M, N, O$  は形質としては  $M, N, O$  の三者に識別ができよう。しかしこれは我々の感覚として識別ができるというだけのことで、 $M$  だけを、 $N$  だけをたとえば、 $A$  なり  $B$  なりと同じ方法で分離しようとしてもそれはできないのである。その構造基盤の分子として  $m, n, o, p$  があることはわかかつていても  $M$  を  $m$  に  $N$  を  $n$  に帰属させることもできない。 $M$  は  $N$  及び  $O$  と関連してはじめて  $M$  なのであり、同時に構造基盤においても  $m, n, o, p$  という一定の秩序のもとに於て、 $m, n, o, p$  という夫々の構造単位分子がより合つて持ちうる形質が  $(M, N, O)$  なのである。いいかえれば  $(M, N, O)$  なる形質はそれらの綜合に於て認められるべきであり、これは  $(N, M, O')$ 、 $(O, M, N)$  などどう表現しても同じなのであるが、構造基盤は  $(m, n, o, p)$  の唯一の組合せと排列でなくてはならないのである。これが秩序がかわれば、たとえば  $(o, m, p, n)$  とかわれば  $(M', N', O')$  となつて現われ、決してもとのままには現われない。これは構造基盤の構成因子がそれ自身は何等の変更がないが、それ等相互の排列即ち秩序に於て異なる場合には、全形質は少しづつずれた形質の集まりとして綜合されて現われて来る。この  $M'$  が  $M$  に近く、 $N'$  が  $N$  に本質上近いものであることはいえるが、 $M$  が  $M'$  に変つたのではなく  $N$  が  $N'$  に変つたのでもない。その綜合として変つたのである。

ある場合には  $M$  が  $M'$  とならず  $N' O'$  だけの変形もありうるが、それも  $M$  が独立に不変であつたのではなくて  $M, N, O$  の組合せとして  $M$  だけは目立つた変化を現わなかつたとみられるのである。

このことは後にも触れるが実は一層大事な存在様式であつて、本質的には粒子的形質と秩序的形質とは全くばらばらにはなれて生物体の中に入っているのではなく、両者が

組み合わさっている。そしてある構造単位分子は全く秩序の形質にしか参加しないが、ある構造単位分子は秩序の形質に参加しながら粒子的形質にもタッチする。また第三の構造単位分子は粒子的形質にしか関係しないという風になつていて、全体の全形質なるものはかかる相反する二つの存在様式の種々な程度における結びつきの平衡状態（或は矛盾といつてもよい）として存在しているとみられる。

**粒子的形質とその限界** こうして解析すると ABC なる形質と M, N, O なる形質とは全く別個の範疇に属するものといふことができる。A, B, C はいわゆるメンデルイズムに乗せうる形質である。この解析にはつきりした根拠を提出したのはメンデルであつた。その発見が偉大であるにもかかわらず、認められずにすんで、後になつて劇的な再発見が必要であつたといふことは何を意味するであろうか。メンデルの論文の発表様式や配布範囲もそれを左右したとは思ふが、大きな原因は一般におけるダーウインの進化に関する見解の圧倒的な支持とそれに対するメンデル側の矛盾が、消極的な無反応といふ形式で黙殺してしまつたとみられる。

一体進化の考えは進化の生起についての要因と機構、それは生物側にも環境側にも考察されねばならないと同時に、進化の保存についての要因と機構、これも亦生物側と環境側とに分析して考察すべきであることは勿論であるが、この生起と保存という全く別個の二過程の綜合結果として進化という現象は理解する必要がある。従来進化論の扱いにおいてはこの点の把握が足らないので、各論説の批判に当つても不明確であつた。（これについては本項のテーマからはずれるのでいずれ稿を改めて述べたいと思う）。この見解に従えば、ダーウインは生起についてはほとんど積極的に触れておらず、保存に対してのみ触れ、そこで生物は全く受身で環境だけが絶対の力を持つた自然淘汰の説を提出したものである。ダーウインが自然淘汰を以て進化の生起の面を論じたかの如くに多くは受けとり、その面で Lamarck 説と相反すると受けとるのが普通であるが、これは誤つた理解である。そしてこれは彼がはたして知つてゐたわざとその機構についてふせたかどうかはむずかしい点であるが、進化の生起の現象としては上述の式でいうところの  $(M, N, O) \rightarrow (M', N', O')$  の輕微にして漸進的な変化即ち進化を容認しており、 $(M, N, O)$  から  $(M', N', O')$  にうつる機構はふれずに  $(M', N', O')$  の選択的保存についてのみ触れ、更に  $(M', N', O')$  から  $(M'', N'', O'')$  への変化の生起については再び黙してその残存についてのみ論じ、かくて反復による結果の  $(M, N, O) \rightarrow (M'', N'', O'')$  を進化としてみとめたのである。この  $(M, N, O) \rightarrow (M'', N'', O'')$  の漠然たる承認があつたためメンデルの考えはこれを真正面から否定する形になりしかも従来と漠然としたしかし根強い概念を置換するには、生物的にみてあまりにも輕い形質であつたので、メンデルの発表が当然容れ難く思われて、無視されたのであろう。

二十世紀に入つてすぐメンデル則の再発見があつて、即座にこれが受け入れられたといふことは、メンデルの実験が正しかつたからである事はもちろんであるが、それより

も三人もの学者が独立に同じコースを辿つていたということそれ自身の方が大切であつて、学問の根本思潮において  $A \rightarrow A'$   $B \rightarrow B'$   $C \rightarrow C'$  なる物の見方が力を得つつあつたことを充分に示している。物を細分して行くことが科学の方法であり、細分しさえすればその全体を掴むことが出来る筈であるという機械論的な、或は粒子的な物の考え方が自然科学の探求方法の指導原理としてとり入れられている。メンデルの選んだ形質はこれに一致していたのにどうして納められなかつたか。ただ彼は早すぎたのであつた。

やがてモルガンが因子説 (gene theory) を展開した。其後は主としてその学派の人々によつて、細微な実験方法と精力的な資料の呈示とが行われ、この説はますます足場を確実にし、そして生物のすべての形質がこの考え方で律することができるとの確信に到達している。重要な点は、この学派の呈示した資料は正しいものであるが、今の科学の技術と考え方の制約とからその許される範囲のものしか扱われていないことであつて、その考え方が問題なのである。その考えは上述の記号を用うるならば有限の数の形質  $A, B, C, \dots, M, N$  を持つ生物がある時、その構造基盤は  $a, b, c, \dots, m, n$  であり、そして  $a \sim A, b \sim B, \dots, m \sim M, n \sim N$  と相対比されているとするものである。もちろん全形質の解析はまだできていないから、たとえば  $A, B, C$  はわかっているが  $M, N$  は具体的には  $m, n$  と対比することは見出されてはいない。しかし  $A, B, C, \dots, a, b, c, \dots$  との対比とが成立する以上それも亦成立しなくてはならないとするのである。

この理念に於ける矛盾はその成果のはなばなしさに蔽われて気がつかずにすんで来たがぼつぼつと現われている。因子の位置効果を設定したり、因子群による形質発現 (multiple genes) なる修正の導入などはこれである。前者は  $a, b$  と考える事の外に  $(a, b)$  と  $(b, a)$  との相違を認めることであり、後者は  $a, b, c$  ではなくて  $(a, b, c)$  と  $(c, b, a)$  とが存在して形質が現われることを認めざるを得なくなつたものである。これは粒子説にとつてはきわめて重要な修正であるといえよう。しかし強い粒子的な物の見方は、この程度の修正を加えてもこれを根本的に迄修正して脱皮することを許さず、そのことは勢い形質全体を律する法則の探求の上に乗れ越えがたい垣を自らめぐらす結果となつていように思われる。

私が従来主張から一步を進めてこの考察を発表するのはこの点に関してである。

粒子的な形質の見方における一つの大事な根本観念は、数の増大或は量の増大と複雑性の増大とは基本的に平行したものであるとする点である。多くの場合に、この事を改めて考えておらず、極めて自明の理として疑をいれないのであるが、これは実は重大な点である。即ち形質が多く、従つて複雑なものほど、それを荷う構造基盤の粒子の数も亦多くなければならぬ。上述の式でいえば

$A, B, C$  の形質を持つものは  $a, b, c$  の構造基盤から成り少数の形質は少数の基盤が必要で且つ充分である。そして

$A, B, C, \dots, M, N$  という様な前者よりも明らかに形質の多いものは、その構造基

盤も亦構成分子が多く  $a, b, n, \dots, m$ , となつていのである。

此の事を認めると、その進化の過程が問題となる。そして進化の方向を、簡単から複雑へとするのを容れるならば、進化の過程は明らかに構造基盤の構成因子、——それは主として互に相異なるものである——の新成を認めざるを得ないのであつて、現在一般に受け入れられている考え方はこの立場から遺伝因子の新成を肯定しているか或は新成なしには考えられない範囲に迄立入らずにいるため肯定していることを気付かずにいるに過ぎない。

粒子説をとる限りはこうでなければならない。だが複雑な形質がどういう風にして新成されるかという段になると解決がつかない。

**秩序的形質とその本質** しかしながら粒子説の外に構成単位分子間の秩序説をとるならば、そこには新たな展開ができる。

即ち形質の複雑性は必ずしも構造基盤の構造単位分子の多数を要しはしないである。もちろん構造単位分子が多数であり、また多種類である方がその排列の複雑性を増すことはいふことであるが、それよりも排列の多様性の幅は遙かにひろくなるということの方がより根本的に大切である。そしてこの多様性の一面として複雑性も含まれるのであり、一般的にいつでも複雑である場合が多いのである。

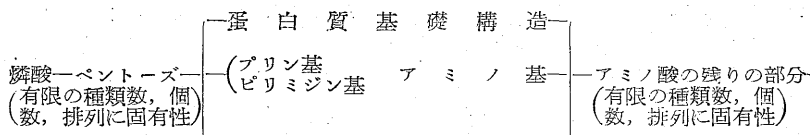
しかしはつきりといえることは構造単位分子の数と種類と排列とに変化が起るならばそれらが綜合して表わしていたところの形質も亦綜合として変化が伴い、それは構造単位分子の多数化にも、少数化にも、そのどちらでも起ることである。これを個々の形質に分析してみると、或る形質はかわつていことがわかるのであるが、どこまでも綜合の変化の一端にすぎない。

構造単位分子は今のところこれを直ちに分析して物理化学的な単位としてとり出すことは技術的に不可能である。しかし生物体の構成物質がそれと直結していることは疑いをいれない。そしてこの事は次の事実から核物質中の蛋白質分子に帰することができよう。即ち、

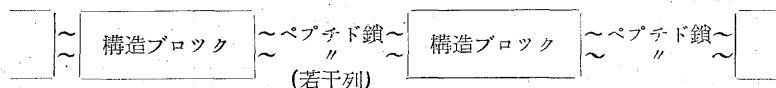
- 1) 核物質が多くの生物で（それは少くとも形質的に簡単ではないところの単細胞或は多細胞生物である）核という特立した構造をなし、その事実が普遍的であること。
- 2) 生殖の際に最少限度の参加をする物質の中に核物質は必ず入っていること。
- 3) 核物質が蛋白質と核酸とから成り、後者が比較的少種類数の単位分子から成るのに較べて前者は極めて多様性を持つていと思われること。
- 4) 蛋白質の多様性にかかわらず、その構造基盤の構成単位分子は遙かに少数の20種余りのアミノ酸に過ぎないことで、蛋白質の多様性はこのアミノ酸の種類と数とその排列とにかかつていこと。
- 5) 核物質の個性が極めてよく現われるのは細胞分裂時の染色体という状態においてであるが、この際の染色体がきわめて鮮やかに多様性の一こまづつを分担して現わすこ

と、そして生物体と核物質の多様性とは関連していること。

この核物質の構造は複雑であつて、生物の自己増殖を以てしても全く新しくは生ずることはできない。しかし既存の基本があればそれをもとにしてレプリカは作ることが出来る。生物の細胞分裂及び生殖がその面倒な過程にかかわらず必ず且つ普遍的に行われているのはこのレプリカを作るものとしての最低量の基礎を逐次に申し伝えない限り個体及び子孫の展開が不可能であることを明らかに示しているのであつて、そこに細胞分裂及び生殖の意味がある。この蛋白質の基礎構造については別にのべるが、蛋白質の構造、殊に生きている状態にあつては通常理解されるようなペプチド鎖がどこまでも線性的性格の構成をしているのではなくて、縦横に C—C—N (ペプチド鎖) と C—N (シアン鎖) と C—C (炭素鎖) とが連結し合つた骨格を作るという立体構造あつて、この基礎構造が大小のブロックをなし、お互にペプチド鎖でつながつて、部分と全体との関連を成立させている。そしてこの基礎ブロックの表面には、こんどはこの基礎ブロックの一部であり同時に全体に関係を保ちながら、いく種類かのアミノ酸のアミノ基を除いたものが顔を出している。アミノ酸のアミノ基は独立ではなくブロックの構造それ自身であつて、分解するとアミノ酸としてこわれてくる。ブロックの内部もこわれる時には主としてペプチド鎖を基にしてほどけるのである。又別の表面には核酸がそのプリン基やピリミジン基を同じくブロックの構造それ自身として持つて、外面にはペントーズから先が露出している。このブロックの基礎概念図を描けば下のようになる。



こうしてできている構造ブロックが



図のようにつづいている。

メンデル律にのる粒子の形質はこの核酸なりアミノ酸なりの側鎖の直接にもたらす形質である。(Beadle (1947) のいわゆるゲン突然変異でそれを起す紫外線の波長の範囲は核酸に紫外線照射をして吸収される波長の部分と一致するという実験は粒子の形質が核酸の側枝に由来することを示すものであろう。しかし基礎ブロックとそれにつづくアミノ酸側枝によるところの形質は、恐らく二重的な、部分と全体との秩序的な関係を以て生起し (それが具体的に形質としてあらわれるのはもちろん環境即ち自体としての細胞質を媒体としてである)、これが秩序的形質となるのである。

我々は今日まだ蛋白質の粒子を直接に見ることができないが、上記の基礎ブロックに

して十分に大きい場合にはこれは或は電子顕微鏡で見得るであろう。唾腺染色体のバンドの微細構造ともつづく可能性もある。そして若干個の基礎ブロックがまとまつて失われた場合にはそれで染色体の部分の喪失として見得るのである。

ここで染色体としてみた場合、その構造単位として構造ブロックは基本のものがあればそのレプリカは作る事ができるので、自由に染色体としての増大や増数がみられてもよさそうであるが、一般的に驚く程の保守性があつて染色体の不変であることは間違いない。これは細胞質との平衡関係及び他の構造ブロックとの平衡関係が歴史的に生じたもので、その変更は容易でないことを意味する。平衡がみだれずに、或はどうにかこわされずに構造ブロック内植物と動物及びそれ自身に変化がもたらされれば秩序的形質の変化となり、これは進化の一コマである。

一般的な植物では倍数性が普遍的にみられるが、これは暗示的である。多分進化の大部分は倍数化の現象によつて構造ブロック集団(即ちゲノムであり染色体全体である)の思い切つたレプリカ作製を行い即ち二倍の内容を細胞質内に持ち、ついで内外からの影響で(主に外からの衝撃である)この構造ブロックの構成部分を少しづつ失ひ、その結果構造ブロックも又その全体の集団も内容的に変わり、従つて全形質中にもその変化が反映して變つてゆくという方法がとられていると思われる。多細胞植物に一般的な積み重ね体制が染色体集団を単位にしても行われているところに意味がある。この大膽な二倍化が波紋をきたさないのは何といつても植物体が動物体に比してはるかに簡単であることである。簡にしていえば二倍にしては減らすということの反復で植物の大多数の進化は行われているであろう。

動物はそうではない。倍数性の事実の稀な事、複雑な内部構造と神経の存在、胚発生のはめ込み式体制等から見て、恐らく染色体内での反復(repeat)即ち構造ブロック内の極少部分だけのレプリカ附加、せいぜい構造ブロックの複製の附加という位の染色体全体としてみるとほんの一部分ずつの附加的な方法で繊細な全体の平衡をこわすことなく変化が加えられ、進化が結果したものであろう。もちろん植物にも動物的な、動物にも植物的な方法のとられた種類、場合、部分はあるであろうが大多数は上述の如へ両者異つていると思われる。(つづく)

# 正 誤 (Errata) (J. J. B. 28 no. 11. Nov. 1953)

頁 (page) 一行 (line)	誤 (for)	正 (read)
330—10	aather	rather
330— 8 from below	more less	more or less
330— 7       "	after "the margin"	add: "margin"
331— 4	1652	1952
333—17	Küner	Kühner